LA CONQUÊTE DU MILIEU AÉRIEN PAR LES INSECTES : LE GROUPE PIONNIER DES COLLEMBOLES SYMPHYPLÉONES, RÉSULTANTE DE MULTIPLES ADAPTATIONS BIOLOGIQUES

J.-M. BETSCH, M.-C. BETSCH-PINOT et G. VANNIER

Laboratoire d'Ecologie Générale du Muséum, 91800 Brunoy

Le sol ou tout autre substrat hygroscopique abrite une faune originale composée essentiellement d'Invertébrés dont un grand nombre de représentants se sont affranchis du milieu aquatique mais ne peuvent affronter sans risque grave le pouvoir desséchant de l'air libre. Il existe dans ce milieu une situation écologique originale principalement due aux propriétés thermodynamiques particulières des corps poreux auxquels appartiennent le sol et ses annexes et qui offrent aux êtres vivants des conditions de vie intermédiaires entre celles de l'hydrosphère et celles de l'atmosphère (notion de *porosphère* selon Vannier, 1973a). Historiquement, on peut considérer que les corps poreux hygroscopiques dont fait partie le sol ont participé et participent encore à la grande transgression des formes aquatiques vers les milieux aériens libres.

Les Collemboles (Insectes primitifs) fournissent une bonne illustration de cette conquête de l'atmosphère par l'intermédiaire du milieu édaphique puisqu'ils ont investi les milieux les plus divers depuis les zones subaquatiques jusqu'aux zones arides.

Parmi eux, le groupe des Symphypléones, qui a acquis une forme globuleuse, vit au-dessus de l'interface sol-atmosphère. La plupart peuplent l'écosystème forestier, principalement dans la litière et la strate muscinale au sol, parfois dans les strates herbacée et même arbustive ; mais certaines lignées (*Sminthurus*, de nombreux Bourletiellidae) sont inféodées aux milieux découverts (haut de la strate herbacée en prairie, sols nus, rochers), sans protection d'une strate végétale supérieure pouvant créer un microclimat tamponné.

Cette conquête du milieu aérien strict est corrélative de l'apparition d'un ensemble d'adaptations qui se perfectionnent encore souvent après la première mue postembryonnaire, c'est-à-dire au début de la phase juvénile II (Betsch, 1975 ; Betsch et Vannier, 1977).

ADAPTATIONS MORPHOLOGIQUES ET ANATOMIQUES

Tégument

Tous les Symphypléones présentent une modification plus ou moins profonde de leur ornementation épicuticulaire lors de la première mue postembryonnaire. Mais chez les genres de Sminthuridae *Allacma* et *Sminthurus* et chez les Bourletiellidae, l'architecture et même l'ultrastructure du tégument se modifient considérablement après le premier stade où l'ornementation était constituée de grains primaires typiques : chez de nombreux Bourletiellidae, les grains s'élèvent, les connexions se torsadent, ce qui emprisonne une couche d'air au-dessus de la base de l'épicuticule ; chez *Allacma* et *Sminthurus*, le fin tégument dorsal du premier stade fait place, au deuxième stade, à une cuticule nettement différenciée en deux assises épaisses, doublée vers l'intérieur par un hypoderme extraordinairement développé, à grandes vacuoles, et qui serait, selon Willem (1900), un rein d'accumulation (Betsch, 1975, 1977 ; Betsch et Vannier, 1977 ; Betsch, 1978).

Système trachéen

Ces mêmes genres ont développé un système trachéen qui est relativement réduit en phase juvénile I et qui atteint son extension normale dès le deuxième stade, aux fines trachéoles près. En particulier, chez *Allacma* et *Sminthurus*, le sommet de la tête, le thorax, les pattes et l'abdomen postérieur ne sont desservis par des trachées qu'à partir de la phase juvénile II (Betsch et Vannier, 1977).

ADAPTATIONS ÉCOPHYSIOLOGIQUES

Deux tests écophysiologiques ont fait l'objet d'études relativement poussées chez les Collemboles : la capacité de rétention hydrique (Vannier, 1973a, 1975 ; Betsch et Vannier, 1977) et les besoins en oxygène (Zinkler, 1966).

Evolution du degré d'adaptation à la sécheresse

Le mode de transpiration diffère chez les Collemboles selon leur position dans un écosystème terrestre, depuis les zones humides jusqu'aux milieux épigés à tendance xérophile. Au cours de la conquête du milieu aérien, les espèces ont appris à lutter contre la sécheresse en augmentant l'énergie libre de leur hémolymphe (élévation progressive de la pression osmotique) et surtout en renforçant leur résistance cuticulaire à la diffusion de vapeur d'eau. Certaines espèces ont développé des mécanismes de régulation du transfert hydrique corporel dans le but d'économiser leurs réserves hydriques face au pouvoir évaporant de l'air ambiant.

D'après le profil du diagramme de transpiration (flux d'évaporation corporelle, teneur en eau corporelle), nous reconnaissons trois grands types d'adaptation à la vie aérienne chez les Collemboles : le type hygrophile représenté par des espèces édaphiques et endogées ; le type mésophile comprenant les espèces vivant à l'interface sol-atmosphère et le type xérophile qui constitue le modèle le plus évolué et qui caractérise les espèces épigées comme les Symphypléones à trachées et les Entomobryens pulvicoles.

— Type hygrophile (fig. 1).

Ce type est illustré par une espèce géante connue des forêts sciaphiles d'Europe Centrale : *Tetrodontophora bielanensis.* Cette espèce que l'on

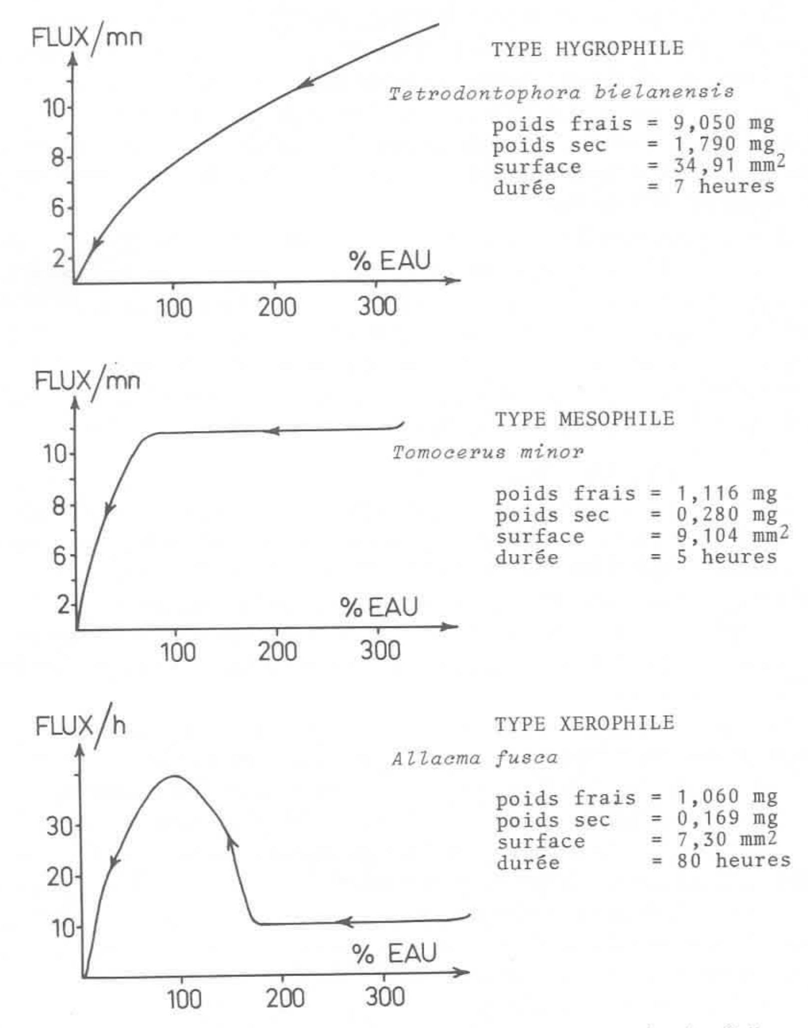


Fig. 1. — Evolution du degré d'adaptation à la sécheresse chez les Collemboles selon le profil de leur diagramme de transpiration (d'après Vannier, 1978).

peut qualifier de fossile vivant est très certainement le plus gros arthropode terrestre à respiration cutanée. C'est l'exemple type de l'arthropode qui ne peut s'affranchir des zones humides ou subaquatiques.

Sa courbe de transpiration débute par une valeur maximale du flux d'évaporation qui ne cesse de décroître jusqu'à s'annuler après déshydratation totale. Le profil de la courbe rappelle celui d'une courbe de séchage d'une matière inerte hygroscopique en deuxième et troisième phase d'évaporation (Vannier, 1975). L'individu qui illustre notre exemple avait un flux initial de 14.10^{-4} mg/mm^2/mn et a éliminé la totalité de son eau corporelle en 7 h d'expérience à 21 °C et 0 % H.R.

— Type mésophile (fig. 1).

Ce type concerne les espèces qui peuvent effectuer des raids de courte durée hors de la litière. Alors que la courbe précédente traduit un simple phénomène de diffusion (perspiration), le type mésophile montre un plateau caractéristique signifiant que le flux d'évaporation corporelle est constant, indépendant de l'abaissement de la teneur en eau interne des individus. Il s'agit bien d'un phénomène actif contrôlé qui s'apparente à une véritable régulation.

L'Entomobryen *Tomocerus minor* vivant dans la litière de nos forêts tempérées est l'exemple type de ce mode de transpiration. Le spécimen que nous avons choisi a fixé la hauteur de son plateau entre 10,98 et $11{,}53.10^{-4}$ mg/mm^2/mn qu'il maintient pendant une période de 60 mn alors que sa teneur en eau corporelle décroît de 285 % à 67 %. Puis la courbe accuse un point d'inflexion et le flux d'évaporation cessera après 5 h d'expérience à 21 °C et 0 % H.R. (Vannier, 1977).

— Type xérophile (fig. 1).

Le profil de la courbe de transpiration débute par un long plateau qui se termine par une brusque élévation du flux d'évaporation corporelle, suivie d'une diminution rapide jusqu'à déshydratation totale de l'individu. Il faut noter que la résistance à la sécheresse de ces animaux est si importante qu'il est nécessaire de calculer les flux d'évaporation corporelle sur une base horaire ; dans les cas précédents ils étaient calculés sur la base de la minute.

Le type xérophile est représenté par le Sminthuridae *Allacma fusca*, Symphypléone trachéate. Cette espèce présente la particularité d'excréter 2 à 3 pelotes fécales par heure en début d'expérience. Il y a similitude de comportement entre les adultes d'*Allacma fusca* et le stade larvaire d'un petit Curculionidae *Sitophilus granarius* qui parasite les graines de céréales et dont l'adaptation à la vie xérophile est manifeste. En effet, la larve de ce Coléoptère émet périodiquement des petites boules d'excréments lorsqu'elle est soumise à de sévères conditions d'évaporation, et dans ce cas précis, cette excrétion est le résultat de l'utilisation de l'eau métabolique à partir des réserves d'amidon.

Après cette phase d'excrétion qui a duré 16 h dans notre exemple, le flux d'évaporation corporelle se réduit et se stabilise autour d'une valeur

moyenne de 10.10^{-4} mg/mm²/h, pendant une quarantaine d'heures alors que la teneur en eau corporelle passe de 370 % à 180 %. L'apparition de ce plateau traduit une régulation hydrique qui se termine dans tous les cas par une brusque élévation du transfert hydrique qui atteint 28,7 puis $39{,}7.10^{-4}$ mg/mm²/h, pour s'annuler ensuite après 24 h d'expérience à 21 °C et 0 % H.R. (Vannier, 1973a).

Il est intéressant de remarquer que le type xérophile s'acquiert non seulement au cours de la phylogenèse mais également au cours de l'ontogenèse. En effet, chez l'espèce *Allacma fusca*, le stade *ex-ovo* est incapable de réguler son flux d'évaporation corporelle et se comporte comme une espèce méso-hygrophile ; cette fragilité face au pouvoir évaporant de l'air astreint les individus qui viennent d'éclore à se maintenir au contact du sol dans les endroits humides et impose à l'espèce toute entière de rester sous le couvert forestier, alors que la grande résistance à la sécheresse des adultes autoriserait des migrations vers les milieux découverts (Betsch et Vannier, 1977).

La capacité de régulation du flux d'évaporation corporelle, qui est un mécanisme actif par définition, ne peut être attribuée uniquement aux caractéristiques structurales des assises tégumentaires et à la couche lipoprotéique susjacente qui ne peuvent agir que comme un frein à la diffusion de la vapeur d'eau ; ceci est évident si on considère le cas de *Seira domestica* adulte (Vannier, 1973b) et du premier stade de *Sminthurus viridis* dont le tégument n'est pas modifié. Par contre, l'hémolymphe d'*Allacma fusca* présente un coefficient de viscosité élevé ; l'analyse biochimique n'en a pas encore été effectuée, mais il est très vraisemblable que la charge en protéines doit y être nettement plus élevée que chez les Collemboles à capacité de régulation des dépenses hydriques nulle (*Tetrodontophora*, Dicyrtomidae) ou faible.

On remarquera également que la tendance à conquérir le milieu aérien strict s'accompagne d'une charge hydrique plus importante, ceci ayant fait l'objet de mesures chez *Allacma fusca* (Vannier, 1973a) et chez deux espèces d'*Orchesella* (Entomobryen ; Vannier et Verhoef, 1978).

Besoins en oxygène

L'étude de Zinkler (1966) a mis en évidence que tous les Invertébrés du sol, en particulier les Collemboles, présentent des besoins en oxygène par unité de poids décroissants lorsque la masse d'un individu est plus grande ; au sein des Collemboles, *Dicyrtomina minuta*, Symphypléone sans trachée, occupe une place normale dans cette série. Par contre, *Sminthurus viridis* et *Allacma fusca*, Symphypléones pourvus d'un système trachéen, ont des besoins en oxygène doubles de ceux des Arthropléones de poids équivalent ; leur consommation d'oxygène a évidemment tendance à être proportionnelle au poids, et non plus à la seule surface corporelle, mais aussi explique vraisemblablement pourquoi cette consommation a pu être évaluée à + 28 °C chez un Symphypléone à système trachéen, mais chez aucun Collembole sans trachée, le Q_{10} étant égale-

ment plus faible chez un Symphypléone trachéate. Ceci constitue un avantage décisif dans les biotopes découverts susceptibles d'être soumis à une forte insolation où les Arthropléones voient leurs besoins en oxygène devenir trop importants pour qu'une vie normale soit possible.

Par contre, l'augmentation de la consommation d'oxygène en activité par rapport à la valeur de repos montre que les Symphypléones ne peuvent pas franchir un nouveau pas dans la conquête du milieu aérien strict : en effet, les animaux nageant dans les interstices inondés du sol augmentent de 5 % leur consommation par rapport au repos (Nielsen, 1949) ; les Collemboles doublent cette consommation (Zinkler, 1966) comme d'ailleurs les Isopodes terrestres (Wieser, 1962), tandis que les Insectes supérieurs en vol multiplient cette donnée par 100 (Krogh, 1941).

ADAPTATIONS COMPORTEMENTALES

Le comportement reproducteur montre une évolution très nette des espèces hygrophiles aux espèces xérophiles, tant sur le plan de la transmission des spermatozoïdes qu'au niveau du comportement de ponte.

Chez les Arthropléones, la reproduction est très mal connue et il semble que la transmission des spermatozoïdes soit entièrement liée au hasard, sauf chez l'espèce *Podura aquatica* (Schliwa et Schaller, 1963) chez laquelle s'est développée une parade sexuelle très primitive. En ce qui concerne la ponte, aucun comportement particulier ne tend à protéger les œufs chez les Poduromorphes. Chez les Isotomidae, plus mésophiles, on observe quelques cas de pontes groupées (Massoud et Betsch-Pinot, 1974), les femelles venant toutes déposer leurs œufs dans un même endroit, créant ainsi un microclimat plus favorable. Enfin chez les Entomobryens, les œufs présentent quelques heures après la ponte une ornementation qui n'est pas sans rappeler les ornementations épicuticulaires de certains individus et joue certainement aussi le rôle de couche protectrice contre les variations de l'humidité relative (*Orchesella*, *Tomocerus minor*).

Chez les Symphypléones, on peut suivre à travers les différents groupes toute l'évolution du mode de transmission des spermatozoïdes, depuis la transmission au hasard jusqu'à la parade sexuelle spécialisée des Bourletiellidae vivant dans un milieu découvert, chez lesquels le mâle ne dépose un spermatophore qu'après une série de séquences comportementales lui permettant de contrôler l'état de réceptivité de la femelle (Betsch, 1974 ; Bretfeld, 1970, 1977). On peut également citer l'observation de Bretfeld (1977) sur *Heterosminthurus insignis*, espèce bisexuelle vivant en populations dispersées dans les biotopes découverts : la phase d'activité sexuelle atteint 66 % d'un cycle reproducteur ce qui augmente considérablement les chances de rencontre des deux sexes, alors que cette proportion est de 7 % chez l'Entomobryen *Sinella curviseta*, espèce bisexuelle vivant en agrégation (Waldorf, 1971). En ce qui concerne la ponte, les femelles des Symphypléones présentent la particularité d'enrober leurs

œufs d'excréments, formés de particules de sol spécialement ingérées auparavant, avant de les déposer sur le sol, mais on observe des modifications importantes dans la durée des séquences selon les biotopes.

Ces différentes observations sont très bien illustrées par les espèces *Allacma gallica* et *Sminthurus viridis* appartenant toutes les deux à la famille des Sminthuridae mais peuplant des biotopes très différents. En effet, *Allacma gallica* comme *Allacma fusca* bien qu'étant une espèce xérophile, ne peut sortir de son biotope de forêt du fait que les individus de 1er stade ne peuvent réguler leur flux d'évaporation corporelle. Au contraire *Sminthurus viridis* présente un 1er stade beaucoup plus performant qui est déjà capable de peupler les strates herbacées de prairie. L'étude de leur comportement reproducteur permet donc de mettre en évidence les adaptations comportementales liées à la conquête du milieu aérien.

Adaptations au niveau du transfert des spermatozoïdes

Chez les Symphypléones, le mâle dépose sur le substrat une gouttelette spermatique, pédonculée ou non, qui est prélevée par la femelle et stockée dans les vésicules séminales. Ce transfert peut se faire au hasard, le mâle déposant un spermatophore en l'absence de la femelle et la femelle le prenant en l'absence du mâle, mais il peut aussi se faire au cours d'une parade sexuelle comme c'est le cas chez *Allacma gallica* et *Sminthurus viridis* (Betsch-Pinot, 1977).

Quand un mâle d'*Allacma gallica* trouve une femelle, il va déposer à une distance d'environ 1 cm une rangée de spermatophores puis il pousse la femelle dans cette direction ; quand elle se trouve devant les spermatophores, il s'éloigne. Si la femelle est réceptive, elle prélève un spermatophore ; si elle ne l'est pas, elle s'éloigne en contournant la rangée de spermatophores.

Le mâle de *Sminthurus viridis* qui rencontre une femelle se place derrière elle et palpe son petit abdominal avec les antennes. Si la femelle est réceptive, elle redresse son petit abdominal ; si elle ne l'est pas elle s'éloigne. Mais dans les deux cas le mâle dépose un spermatophore puis s'éloigne et la femelle réceptive vient alors prélever le spermatophore.

Ces deux parades sont de type primitif et il en existe de plus complexes chez d'autres Symphypléones mais elles montrent une évolution remarquable dans la famille des Sminthuridae. La parade chez *Allacma gallica*, vivant dans un milieu fermé, nécessite encore le dépôt de plusieurs spermatophores, alors que chez *Sminthurus viridis*, ayant conquis un milieu ouvert, elle est réalisée avec une économie de matériaux. D'autre part, la parade de *Sminthurus viridis*, pendant laquelle un seul spermatophore est déposé et juste à côté de la femelle, est beaucoup plus brève ce qui limite le temps d'exposition à l'air du spermatophore. Ces deux phénomènes montrent l'adaptation de l'espèce *Sminthurus viridis* aux variations parfois très brutales des conditions atmosphériques de son biotope.

Adaptations au niveau de la ponte

Le comportement de ponte comprend un certain nombre de séquences que l'on peut résumer ainsi :

— expulsion de l'œuf de l'orifice génital,

— excrétion d'une gouttelette anale et transfert de l'œuf de l'orifice génital dans cette gouttelette,

— enrobement de l'œuf par les excréments par un mouvement de rotation,

— séchage de l'enrobement,

— dépôt de l'œuf sur le substrat.

Ces différentes séquences se retrouvent chez *Allacma gallica* et *Sminthurus viridis* mais leur durée varie sensiblement d'une espèce à l'autre et ceci peut être mis en relation avec les conditions microclimatiques particulières de leurs biotopes (fig. 2). Chez *Allacma gallica*, vivant en forêt, la ponte dure au total 17 mn dont 8 mn 30 s d'enrobement et 6 mn de séchage avant le dépôt, alors que chez *Sminthurus viridis*, vivant en prairie, elle dure au total 4 mn dont 1 mn d'enrobement et 30 s de séchage.

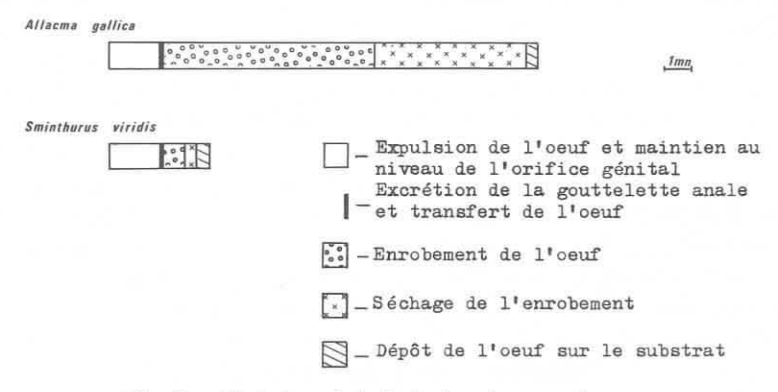


Fig. 2. — Variations de la durée des séquences de ponte en fonction du biotope des espèces.

Des expériences de dessiccation des œufs (Betsch-Pinot, 1976) ont montré que cet enrobement assure une protection très efficace. En effet, des œufs de *Sminthurus viridis* placés pendant 72 h à 0 % H.R. reprennent leur développement normal et éclosent dès qu'ils sont replacés en atmosphère humide. De plus, si les femelles d'*Allacma gallica* déposent toujours leurs œufs isolément sur le substrat, on retrouve chez *Sminthurus viridis* un phénomène de ponte groupée qui vient encore renforcer le mécanisme de protection par enrobement. D'autre part, il existe également chez *Sminthurus viridis* un phénomène de diapause des œufs observé par Wallace (1968) en Australie, permettant à l'espèce de survivre malgré les conditions climatiques très défavorables de l'été australien. Ce phénomène, déclenché par les conditions climatiques, est lié à un comportement

de ponte particulier de la femelle et donc inscrit dans le patrimoine génétique de l'espèce.

ADAPTATION DU RÉGIME ALIMENTAIRE

L'immense majorité des Collemboles se nourrissent de débris végétaux morts, d'algues, d'hyphes et de spores de champignons et de bactéries (Kilbertus et Vannier, 1978). Chez les Symphypléones, on assiste au passage du régime saprophage aux herbivores stricts : chez de nombreux Bourletiellidae, le tube digestif est rempli de grains de pollen et de parenchyme chlorophyllien alors que ce dernier, accompagné de faisceaux ligneux, constitue la nourriture de *Sminthurus viridis* qui est devenu un fléau sur la luzerne en Australie, en Afrique du Sud et en Argentine.

DISCUSSION

Pour s'affranchir du milieu aquatique, les Collemboles pionniers ont dû créer de nouvelles modalités aux fonctions essentielles de la vie, la respiration et la reproduction.

A travers la fonction respiratoire, il était nécessaire de résoudre le paradoxe auquel est confronté tout être vivant : « La vie terrestre est un conflit perpétuel entre le besoin d'oxygène et le besoin d'eau, car les conditions qui favorisent l'entrée de l'oxygène dans l'organisme sont également celles qui favorisent la perte d'eau » (Maldague, 1970). La respiration cutanée, qui est très répandue dans le milieu aquatique et qui est considérée comme le type de respiration des premiers Arthropodes, concerne encore la grande majorité des Collemboles, dont une partie des Symphypléones ; parmi ces derniers, ceux qui ont été testés sur le plan de la rétention hydrique sont incapables de réguler leurs dépenses hydriques (Vannier, 1973b).

D'autres individus de cette faune pionnière ont progressivement modifié la composition chimique de leur milieu intérieur pour en accroître la pression osmotique et ont renforcé leurs assises cuticulaires pour limiter la diffusion de vapeur d'eau. Ces transformations progressives constituant les premiers éléments de la stratégie adaptative respiratoire du groupe des Collemboles en vue de la conquête du milieu aérien ont été complétées par l'acquisition d'un système trachéen qui est la solution la plus efficace apportée au double problème de l'entrée de l'oxygène et de la rétention de l'eau corporelle et dont on connaît le succès chez les Arthropodes terrestres *sensu stricto* (Arachnides, Myriapodes, Insectes supérieurs).

Les différentes étapes de cette stratégie adaptative se retrouvent à travers le groupe des Collemboles Symphypléones qui peuplent, selon le degré de leurs adaptations, l'écosystème forestier tout d'abord dans ses biotopes les plus tamponnés (litière, mousses au sol, ...), puis dans le milieu aérien tamponné sous couvert forestier, enfin les biotopes décou-

Tableau I.

	BIOTOPES FORESTIERS			BIOTOPES DÉCOUVERTS	
	Litière, strate muscinale		Forêt, avec incursions dans strate arbustive (juvénile II et adulte)	Prairie, sols nus, rochers	
	Sminthurinus aureus	*Dicyrtomidae*	*Allacma fusca*	*Sminthurus viridis*	*Bourletiellinae*
Modifications tégument (juvénile II)	—	—	+	+	+
Système trachéen	–	–	+	+	+
Rétention hydrique (juvénile I)	< 12 h	< 12 h	< 12 h	> 12 h	Certainement > 12 h
Régulation flux évaporation corporelle (juvénile II et adulte)	–	–	+	+	+
Mode de reproduction	Dépôt et réception du spermatophore non liés	Parade sexuelle primitive, mâle seul actif	Parade sexuelle primitive, les 2 sexes actifs, plusieurs spermatophores	Parade sexuelle primitive, les 2 sexes actifs, 1 seul spermatophore	Parade sexuelle spécialisée
Ponte : enrobement et séchage	Long	Assez court	Long	Court	Certainement court
Nutrition	Saprophage	Saprophage	Saprophage	Herbivore	Très nombreux herbivores

verts constituant le milieu aérien libre à fortes variations du degré hygrométrique (Tableau I).

Pour s'affranchir encore davantage des milieux humides, les Collemboles, comme tous les autres Arthropodes terrestres, ont dû adapter leur fonction de reproduction aux conditions particulières de la vie aérienne. La fécondation externe, caractéristique des milieux aquatiques, a été abandonnée par tous les Arthropodes terrestres à la seule exception connue d'un Symphyle (Juberthie-Jupeau, 1959) ; la fécondation interne est donc la règle, avec un « transfert indirect » du sperme (Schaller, 1954) chez pratiquement tous les Collemboles alors que le « transfert direct » n'est effectué que par les Insectes supérieurs. Mais les modalités du transfert indirect et celles de la ponte présentent une évolution sensiblement parallèle aux étapes du passage de l'écosystème forestier à l'atmosphère libre en milieu découvert : fécondation d'abord au hasard, puis au cours d'une

parade sexuelle primitive, enfin au cours d'une parade sexuelle spécialisée, ce qui réduit dans des proportions considérables la durée d'exposition des spermatophores à l'air libre. De même, les séquences du comportement de ponte s'adaptent au degré hygrométrique du milieu.

Le tableau I résume les différentes caractéristiques des stratégies adaptatives dans les domaines de la respiration, de la rétention hydrique et de la reproduction chez quelques groupes de Symphypléones. On y remarquera un fait très général : c'est le niveau de l'adaptation minimale qui détermine la place d'une espèce dans le gradient des biotopes depuis les milieux aquatiques jusqu'au milieu aérien libre.

BIBLIOGRAPHIE

BETSCH, J. M., 1974. — Contribution à l'étude de la reproduction chez les Bourletiellinae (Collemboles Symphypléones). *Pedobiologia*, **14**, 179-181.

BETSCH, J. M., 1975. — Existence de deux phases juvéniles chez les Collemboles Symphypléones. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **281**, sér. D, 1601-1603.

BETSCH, J. M., 1977. — Evolution des caractères génériques au cours de la période immature des Collemboles Symphypléones. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **14**, 181-188.

BETSCH, J. M., 1978. — *Eléments pour une monographie des Collemboles Symphypléones (Hexapodes, Aptérygotes)*. Thèse de Doctorat d'Etat, Muséum National d'Histoire Naturelle et Université de Paris VI, 1-420.

BETSCH, J. M. et VANNIER, G., 1977. — Caractérisation des deux phases juvéniles d'*Allacma fusca* (Collembola, Symphypleona) par leur morphologie et leur écophysiologie. *Z. zool. Syst. Evol. forsch.*, **15**, 124-141.

BETSCH-PINOT, M. C., 1976. — Le comportement reproducteur de *Sminthurus viridis* (L.) (Collembola, Symphypleona). *Z. Tierpsychol.*, **40**, 427-439.

BETSCH-PINOT, M. C., 1977. — Les parades sexuelles primitives chez les Collemboles Symphypléones. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **14**, 15-19.

BETSCH-PINOT, M. C. — Relation entre le comportement reproducteur et le biotope chez quelques Collemboles Symphypléones (sous presse).

BRETFELD, G., 1970. — Grundzüge des Paarungsverhaltens europäischer Bourletiellini (Collembola, Sminthuridae) und daraus abgeleitete taxonomisch-nomenklatorische Folgerungen. *Z. zool. Evolut.-forsch.*, **8**, 259-273.

BRETFELD, G., 1977. — Der Zyklus von Häutung, Paarung und Eiablage bei den Weibchen von *Heterosminthurus insignis* (Reuter, 1876) (Collembola, Symphypleona). *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **14**, 1-13.

JUBERTHIE-JUPEAU, L., 1959. — Etude de la ponte chez les Symphyles avec mise en évidence d'une fécondation externe des œufs par les femelles. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **249**, 1821-1823.

KILBERTUS, G. et VANNIER, G. — Etude des relations microfaune-microflore du sol en prenant comme exemple quatre espèces d'Insectes Collemboles. 103e Congr. Soc. Sav., Nancy, avril 1978 (sous presse).

KROGH, A., 1941. — *The comparative physiology of respiratory mechanism*. Philadelphia, Univ. Pennsylvania Press.

MALDAGUE, M. E., 1970. — *Rôle des animaux édaphiques dans la fertilité des sols forestiers*. I.N.E.A.C. série scientifique n° 112, 245 pp.

MASSOUD, Z. et BETSCH-PINOT, M. C., 1974. — Observations sur la ponte de *Proisotoma minuta* (Collemboles Isotomidae). *Pedobiologia*, **14**, 208-212.

NIELSEN, C. O., 1949. — Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting Nematodes. *Natura jutl.*, **2**, 1-131.

SCHALLER, F., 1954. — Die indirekte Spermatophoren-Übertragung und ihre Probleme. *Forsch. Fortsch.*, Berlin, **28**, 321-326.

VANNIER, G., 1973a. — Originalité des conditions de vie dans le sol due à la présence de l'eau : importance thermodynamique et biologique de la porosphère. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **103**, 157-167.

VANNIER, G., 1973b. — Régulation du flux d'évaporation corporelle chez un Insecte Collembole vivant dans une atmosphère totalement desséchée. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **277**, sér. D, 85-88.

VANNIER, G., 1973c. — Etude de la transpiration chez un Insecte Collembole au cours de son exuviation. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **277**, sér. D, 2232-2234.

VANNIER, G., 1975. — Etude de la rétention hydrique chez l'Insecte Collembole *Tetrodontophora bielanensis*. *Pedobiologia*, **15**, 68-80.

VANNIER, G., 1977. — Relations hydriques chez deux espèces de Tomoceridae (Insectes Collemboles) peuplant des niveaux écologiques séparés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **102**, 69-79.

VANNIER, G., 1978. — La résistance à la dessiccation chez les premiers arthropodes terrestres. *Bull. Soc. Ecophysiol.*, **3**, 13-42.

VANNIER, G. et VERHOEF, H. — Effects of starvation on transpiration and water content in the populations of two co-existing Collembola species. *Comp. Biochem. Physiol.* (in press).

WALLACE, M. M. H., 1968. — The ecology of *Sminthurus viridis* (Collembola). II. Diapause in the aestivating egg. *Austr. J. Zool.*, **16**, 871-883.

WIESER, W., 1962. — Parameter des Sauerstoffverbrauchs. I. Mitt. : Der Sauerstoffverbrauch einiger Landisopoden. *Z. vergl. Physiol.*, **45**, 247-271.

WILLEM, V., 1900. — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. Acad. Roy. Sc. Belg.*, **58**, 1-144.

ZINKLER, D., 1966. — Vergleichende Untersuchungen zur Atmungsphysiologie von Collembolen (Apterygota) und anderen Bodenkleinarthropoden. *Z. vergl. Physiol.*, **52**, 99-144.

Summary. — *Transition from subaquatic medium or moist soil layers to dry terrestrial biotopes is discussed through the example of Symphypleona Collembola (Insecta, Apterygota). A comparison of various species accross the process of phylogenesis shows important changes in their ecophysiology (water balance, respiration) and their reproductive behaviour, allowing these primitive insects to be partly or completely adapted to free living existence.*